

**Методические рекомендации по определению потенциала развития  
физических качеств спортсменов на основе изучения  
гистоморфометрических особенностей скелетных мышц**

**Москва 2013**

## СОДЕРЖАНИЕ

	Стр
Введение.....	3
1. Особенности строения скелетных мышц человека.....	4
2. Функции различных типов мышечных волокон человека и их значимость для занятий спортом.....	12
3. Методы анализа гистоморфометрических особенностей скелетных мышц.....	29
Заключение.....	31

## Введение

Скелетные мышцы человека состоят из трех основных типов мышечных волокон, которые различаются по сократительным и метаболическим характеристикам. У человека волокна I типа (медленные) являются медленносокращающимися, окислительными, красными и медленноутомляемыми; волокна IIa типа – быстросокращающимися, окислительно-гликолитическими и медленноутомляемыми; волокна IIb/x типа (быстрые) – быстросокращающимися, гликолитическими и быстроутомляемыми. По составу мышечных волокон с большой долей вероятности можно определить предрасположенность к двигательной деятельности.

Результаты биопсии скелетных мышц высококвалифицированных спортсменов свидетельствуют о преобладании медленных мышечных волокон у стайеров, а быстрых мышечных волокон – у спринтеров и спортсменов, занимающихся силовыми видами спорта. Состав мышечных волокон может быть также одним из значимых предикторов спортивной успешности в рамках одного вида спорта, где имеются несколько специализаций. Так, процентное соотношение мышечных волокон четко коррелирует с коронными дистанциями у конькобежцев (вклад 35%).

К другим, определяемым с помощью биопсии скелетных мышц, гистоморфометрическим признакам следует отнести: площадь поперечного сечения отдельных волокон, общая площадь быстрых и медленных мышечных волокон, а также уровень биохимических показателей и матричной РНК ряда генов в отдельных мышечных волокнах. Эти показатели могут быть применены в оценке адаптации мышечной системы к физическим нагрузкам разной направленности. Таким образом, применение данных гистоморфометрии скелетных мышц может значительно повысить эффективность отбора и подготовки спортсменов.

## 1. Особенности строения скелетных мышц человека

У человека более 600 скелетных мышц (около 40% массы тела). Скелетная мышечная ткань обеспечивает осознанные и осознаваемые произвольные движения тела и его частей. Основные гистологические элементы: скелетные мышечные волокна (функция сокращения), клетки-сателлиты (камбиальный резерв).

### *Скелетное мышечное волокно*

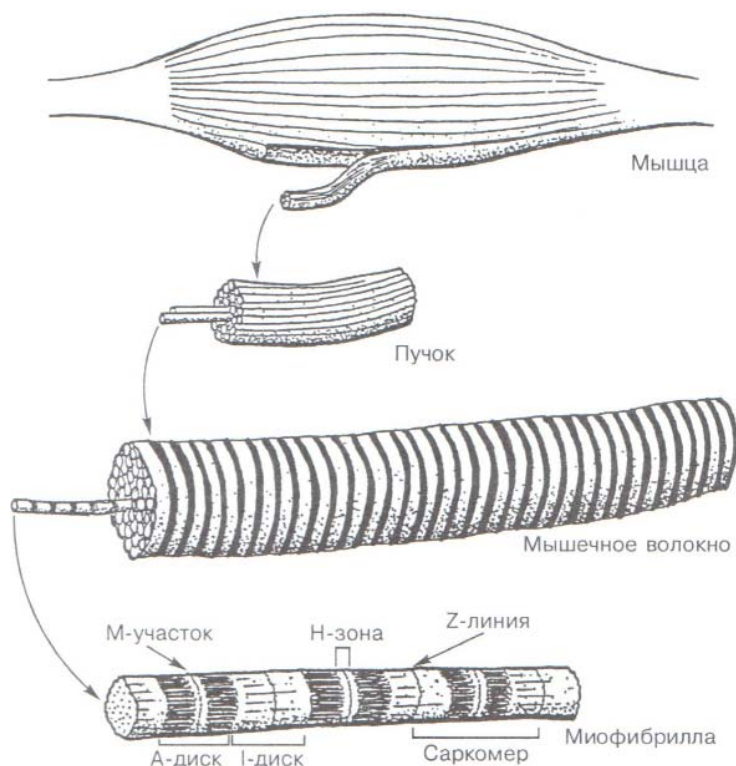
Структурно-функциональная единица скелетной мышцы - симпласт - скелетное мышечное волокно, имеет форму протяжённого цилиндра с заострёнными концами. Этот цилиндр достигает в длину 40 мм при диаметре до 0,1 мм. Термином «оболочка волокна» (сарколемма) обозначают две структуры: плазмолемму симпласта и его базальную мембрану. В стабилизации сарколеммы и её защите от избыточного напряжения, возникающего при сокращении мышечного волокна, участвует дистрофин-дистрогликановый комплекс. Между плазмолеммой и базальной мембраной расположены клетки-сателлиты с овальными ядрами.

Палочковидные ядра мышечного волокна лежат в миоплазме (саркоплазме) под плазмолеммой. В саркоплазме расположены миофибриллы, саркоплазматическая сеть, митохондрии, включения (гранулы гликогена). От поверхности мышечного волокна к расширенным участкам саркоплазматического ретикулума направляются впячивания сарколеммы - поперечные трубочки (Т-трубочки).

Рыхлая волокнистая соединительная ткань между отдельными мышечными волокнами (эндомизий) содержит кровеносные и лимфатические сосуды, нервные волокна. Группы мышечных волокон и окружающая их в виде чехла волокнистая соединительная ткань (перимизий) формируют пучки. Их совокупность образует мышцу, плотный соединительнотканый чехол которой именуют эпимизием.

## Миофибриллы

Поперечная исчерченность скелетного мышечного волокна определяется регулярным чередованием в миофибриллах различно преломляющих поляризованный свет участков (дисков) - изотропных и анизотропных: светлые (Isotropic; I-диски) и тёмные (Anisotropic, А-диски) диски (рис. 1). Разное светопреломление дисков определяется упорядоченным расположением по длине саркомера тонких и толстых нитей; толстые нити находятся только в тёмных дисках, светлые диски не содержат толстых нитей. Каждый светлый диск пересекает Z-линия. Участок миофибриллы между соседними Z-линиями определяют как саркомер.



**Рис. 1.** Структура скелетной мышцы. Мышца состоит из пучков волокон, каждый пучок разделен соединительной тканью перимизия. Мышечные волокна и миофибриллы имеют полосатый вид вследствие чередования темных (А) и светлых (I) дисков. Диски «зарегистрированы» между всеми миофибриллами данного волокна

### *Саркомер*

Саркомер - структурно-функциональная единица миофибриллы, находящаяся между соседними Z-линиями. Саркомеры образуют расположенные параллельно друг другу тонкие (актиновые) и толстые (миозиновые) нити. I-диск содержит только тонкие нити. В середине I-диска проходит Z-линия. Один конец тонкой нити прикреплен к Z-линии, а другой конец направлен к середине саркомера. Толстые нити занимают центральную часть саркомера - A-диск. Тонкие нити частично входят между толстыми. Содержащий только толстые нити участок саркомера - H-зона. В середине H-зоны проходит M-линия. I-диск входит в состав двух саркомеров. Следовательно, каждый саркомер содержит один A-диск (тёмный) и две половины I-диска (светлого).

### *Толстая нить*

Каждая миозиновая нить состоит из 300-400 молекул миозина и С-белка. Половина молекул миозина обращена головками к одному концу нити, а вторая половина - к другому. Гигантский белок титин связывает свободные концы толстых нитей с Z-линией.

Миозин. В молекуле миозина различают тяжёлый и лёгкий меромиозин. Тяжёлый меромиозин имеет два субфрагмента (S). S1 содержит глобулярные головки миозина, S2 - эластический компонент, допускающий отхождение S, на расстояние до 55 нм. Концевую часть хвостовой нити миозина длиной 100 нм образует лёгкий меромиозин. Миозин имеет два шарнирных участка, позволяющих молекуле изменять конформацию. Один шарнирный участок находится в области соединения тяжёлого и лёгкого меромиозинов, другой - в области шейки молекулы миозина (S<sub>1</sub>-S<sub>2</sub> соединение). Лёгкий меромиозин лежит в толще толстой нити, тогда как тяжёлый меромиозин (благодаря шарнирным участкам) выступает на её поверхность.

Титин - наибольших размеров полипептид (из известных) с Мг 3000 кД работает наподобие молекулярной пружины, обеспечивая структурную целостность миофибрилл во время сокращения. Один конец молекулы проникает Z-линию и через  $\alpha$ -актинин связывается с молекулой титина соседнего саркомера, другой конец приближается к M-линии и при помощи миомезина (M-белок) прикрепляется к свободному концу молекулы титина второй половины саркомера. В I-диске титин ассоциирован с тонкими нитями, а в A-диске затем белок связывается с толстыми нитями. Контактируя в области Z-линии M-линии, молекулы титина образуют непрерывную цепь.

C-белок стабилизирует структуру миозиновых нитей. Влияя на агрегацию молекул миозина, обеспечивает одинаковый диаметр и стандартную длину толстых нитей.

#### *Тонкая нить*

Тонкая нить состоит из актина, тропомиозина и тропонинов.

Актин. Молекулы глобулярного актина (G-актин) полимеризуются и образуют фибриллярный актин (F-актин). В состав тонкой нити входят две спирально закрученные цепочки F-актина.

Тропомиозин состоит из двух полипептидных цепей и имеет конфигурации двойной спирали. Полярные молекулы тропомиозина длиной 40 нм укладываются «конец в конец» в желобке между двумя спирально закрученными цепочками F-актина. Известно несколько генов, кодирующих мышечные и неммышечные изоформы тропомиозина; мутация гена тропомиозина-3 приводит к развитию немалиновой миопатии.

Тропонин (Тп) - комплекс, образованный тремя глобулярными СЕ: ТпТ, ТпС. ТпТ имеет участки для связи с тропомиозином. ТпС -  $\text{Ca}^{2+}$ -связывающий белок. ТпТ препятствует взаимодействию актина с миозином. Тропоминовый комплекс прикреплен к молекулам тропомиозина с интервалами 40 нм.

Небулин - фибриллярный белок, ассоциированный с тонкими нитями. Небулин проходит от Z-линии до свободного конца тонких нитей и контролирует их длину.

Полосатые мышцы делятся на компартменты. Нередко говорят, что волокна в длинных полосатых мышцах идут от одного конца мышцы к другому. Однако под микроскопом видно, что брюшки мышц разделяются на компартменты одной или несколькими поперечными волокнистыми полосками ("надписями"); так, портняжная мышца имеет четыре таких компартмента, полусухожильная - три, а двуглавая мышца бедра и тонкая мышца - два.

Из-за этих компартментов наиболее длинные мышечные волокна человека достигают 12 см, что соответствует 5,5-104 саркомеров. Каждый компартмент обязательно должен иметь собственное нервное обеспечение, и отдельные нервные волокна нередко "обслуживают" мышечные волокна в соседних компартментах. Поскольку сокращение протекает достаточно синхронно вдоль брюшка мышцы, иннервация компартмента вызывает очень быстрое сокращение мышечного брюшка. Вполне возможно также, что компартменты обеспечивают более эффективное распределение нейротрофических факторов от нейронов к мышечным волокнам.

Перистость обеспечивает производство большей силы. В большинстве мышц человека волокна проходят по продольной оси веретенообразного брюшка мышцы. Однако в некоторых более крупных мышцах они косо входят в сухожилие. Подобное расположение волокон называют перистым. Мышечные волокна в перистой мышце намного короче волокон, которые находятся в веретенообразном брюшке, и поскольку они оказывают тяговое воздействие на сухожилие под углом, то не вся сила достигает последнего; передаваемую фракцию силы определяет косинус угла, под которым волокна входят в сухожилие.



Преимущество перистой формы заключается в большей эффективной площади поперечного сечения мышцы, поскольку в этом случае количество мышечных волокон намного больше, чем в веретенообразном брюшке такого же размера. Величина силы, развиваемой мышцей, зависит от площади поперечного сечения всех волокон и возрастает прямо пропорционально их количеству.

Менее очевидным следствием перистости является то, что расстояние, на которое перемещается центральное сухожилие во время сокращения, действительно превышает степень сокращения мышечных волокон. Это, безусловно, преимущество, так как мышечные волокна получают возможность функционирования на оптимальном отрезке их кривых длины-напряжения (Gans и Gaunt, 1991).

### **Основные мышечные белки**

Среди белков мышечной ткани выделяют три основные группы: саркоплазматические белки (35%), миофибриллярные белки (45%) и белки стромы (20%).

Основную массу саркоплазматических белков составляют белки-ферменты, локализованные главным образом в митохондриях и катализирующие процессы окислительного фосфолирования, а также многие ферменты гликолиза, азотистого и липидного обменов, находящихся в саркоплазме. К этой группе относится также белок миоглобин, который связывает кислород с большим сродством, чем гемоглобин, и депонирует молекулярный кислород в мышцах.

Миофибриллярные белки включают сократительные белки миозин, актин и тропомиозин, а также регуляторные белки тропонин, и  $\alpha$ - и  $\beta$ -актинины. В табл. 1 представлено процентное соотношение миофибриллярных белков в мышцах.

**Таблица 1.** Содержание мышечных белков и их молекулярная масса.

Белок	Молекулярная масса (тыс.Да)	Содержание белка (%)
миозин	460	55-60
актин	46	20-25
тропомиозин	70	4-6
тропонин	76	4-6
актинин	180	1-2
другие белки		5-10

Из миозина состоят толстые нити миофибрилл. В молекуле миозина различают длинную фибриллярную часть, представляющую двуспиральную структуру, и глобулярные головки. Основной функцией фибриллярной части молекулы миозина является способность образовывать хорошо упорядоченные пучки миозиновых филаментов. На головках расположены активный центр АТФ-азы и актинсвязывающий центр, поэтому они обеспечивают гидролиз АТФ и взаимодействие с актиновыми филаментами.

Актин - второй сократительный белок мышц, который составляет основу тонких нитей. Известны две его формы – глобулярный G-актин и фибриллярный F-актин в виде спирали, который образуется вследствие нековалентной полимеризации G-актина в присутствии ионов магния. Каждая молекула G-актина способна связывать один ион кальция, который играет важную роль в иницировании сокращения. Кроме того, молекула G-актина прочно связывает одну молекулу АТФ или АДФ. Актин способен взаимодействовать с миозином, образуя актомиозиновый комплекс.

В состав тонких нитей наряду с актином входят и другие минорные белки – тропомиозин, тропонины, актинины. Тропомиозин – это структурный белок актиновой нити, представляющий собой вытянутую в виде тяжа молекулу. Две его полипептидные цепи как бы обвивают актиновые нити. Тропонин является регуляторным белком актиновой нити. Он состоит из трех субъединиц – Т, I, С. Тропонин Т обеспечивает связывание этих белков с тропомиозином. Тропонин I блокирует

взаимодействие актина с миозином. Тропонин С – это  $\text{Ca}^{2+}$ -связывающий белок, структура и функции которого подобны широко распространенному белку кальмодулину. В присутствии  $\text{Ca}^{2+}$  изменяется конформация тропонина С, что приводит к изменению положения тропонина по отношению к актину, в результате чего открывается центр взаимодействия актина с миозином.

Таким образом, тонкий филамент миофибриллы поперечно-полосатой мышцы состоит из F-актина, тропомиозина и трех тропониновых компонентов. Кроме этих белков в мышечном сокращении участвует белок актинин. Он обнаруживается в зоне Z-диска, к которому крепятся концы F-актиновых молекул тонких нитей миофибрилл.

Белки мышечной стромы в скелетной мышце представлены в основном коллагеном и эластином, которые входят в состав сарколеммы и Z-диска миофибрилл. Эти белки обладают эластичностью, большой упругостью, что имеет существенное значение для процесса сокращения и расслабления мышцы.

## **2. Функции различных типов мышечных волокон человека и их значимость для занятий спортом**

Вопросы совершенствования системы ранней спортивной ориентации в настоящий момент привлекают пристальное внимание со стороны специалистов различного профиля. Научно обоснованные методы отбора детей в детско-юношеские спортивные школы, а также прогнозирование их будущих результатов становится важным этапом и неотъемлемой частью современной системы подготовки спортсменов от новичков до мастеров международного класса. Особенно актуальным стал вопрос о своевременном выявлении способностей у детей и подростков, так как рост и развитие приводят к выявлению спортивной индивидуальности. Рациональная система ранней ориентации позволяет создать благоприятные предпосылки для полного раскрытия потенциальных возможностей детей и их совершенствования. В настоящее время в спорте наиболее разработаны морфологические, физиологические, молекулярно-генетические, психологические, биохимические и педагогические методы спортивного отбора и ориентации. Среди перечисленных методов наиболее перспективными принято считать медико-биологические и физиологические подходы спортивного отбора и ориентации. В связи с этим, разработка и внедрение медико-биологических и физиологических методов в практику спортивной науки и практики может существенно повысить прогностические возможности спортивного отбора и профессиональной ориентации в системе детско-юношеского спорта.

При решении проблем спортивного отбора и спортивной ориентации, особенно на этапе начального отбора, несмотря на солидный опыт педагогов и тренеров, очень часто составляются неправильные прогнозы успешности отдельных спортсменов. Современные методы спортивной генетики позволяют избежать многих неуспешных решений в этом плане с помощью

так называемых маркеров, в разной степени отражающих наследственные задатки отдельных индивидуумов. Кроме того, на основании изучения этих маркеров появляются предпосылки к индивидуализации и оптимизации тренировочного процесса для достижения максимального эффекта от тренировки.

Маркером называют легко определяемый, более или менее устойчивый признак организма, по которому можно судить о вероятности проявления другой, трудно определяемой характеристики организма. Например, по составу мышечных волокон, который является относительно устойчивым фенотипом (меняется незначительно в результате тренировок), можно прогнозировать пригодность людей к занятиям физическими упражнениями различной мощности и продолжительности (преобладание медленных мышечных волокон – фенотип «стайера», преобладание быстрых мышечных волокон – фенотип «спринтера» или «силача», равное соотношение медленных и быстрых мышечных волокон – фенотип «средневика», «единоборца» или «игровика», преобладание промежуточных мышечных волокон – фенотип «универсала»).

Скелетные мышцы человека состоят из трех основных типов мышечных волокон, которые различаются по сократительным и метаболическим характеристикам. У человека волокна I типа (медленные) являются медленносокращающимися, окислительными, красными и медленноутомляемыми; волокна IIa типа – быстросокращающимися, окислительно-гликолитическими и медленноутомляемыми; волокна IIb/x типа (быстрые) – быстросокращающимися, гликолитическими и быстроутомляемыми (Fluck and Hoppeler, 2003).

#### *Классификация мышечных волокон*

Традиционно выделяют красные и белые, а также медленные и быстрые мышечные волокна. Каждая мышца содержит разные типы мышечных

волокон. Тип мышцы определяют, исходя из преобладания в ней конкретного типа мышечных волокон. На практике важны следующие классифицирующие критерии типов мышечных волокон: характер сокращения, скорость сокращения, тип окислительного обмена. Типирование мышечных волокон проводится при гистохимическом выявлении активности АТФазы миозина и СДГ.

#### *Фазные и тонические*

Мышечные волокна подразделяют на фазные, осуществляющие энергичные сокращения, и тонические, специализированные на поддержание статического напряжения, или тонуса. Тонические мышечные волокна встречаются лишь в наружных ушных и наружных глазных мышцах.

#### *Быстрые и медленные*

Скорость сокращения мышечного волокна определяется типом миозина. Изоформа миозина, обеспечивающая высокую скорость сокращения, - быстрый миозин (характерна высокая активность АТФазы), изоформа миозина с меньшей скоростью сокращения - медленный миозин (характерна меньшая активность АТФазы). Следовательно, активность АТФазы миозина отражает скоростные характеристики скелетной мышцы. Мышечные волокна, имеющие высокую активность АТФазы, - быстросокращающиеся волокна (быстрые волокна), для медленносокращающихся волокон (медленные волокна) характерна низкая АТФазная активность. Изоформы тропомиозина также отличаются в быстрых в медленных мышечных волокнах. Ген тропомиозина-1 преимущественно экспрессируется в быстрых мышечных волокнах. В медленных мышечных волокнах преобладает экспрессия гена тропомиозина-3. Медленные волокна генерируют медленные, продолжительные сокращения. Быстрые волокна отвечают короткими, энергичными и более сильными сокращениями. У человека нет мышц, состоящих только из быстрых или только из медленных мышечных волокон.

### *Окислительные и гликолитические*

Мышечные волокна используют окислительный либо гликолитический путь образования АТФ. В ходе аэробного окисления из одной молекулы глюкозы образуются 38 молекул АТФ и конечные продукты метаболизма - вода и углекислый газ (этим типом обмена характеризуются красные волокна). При анаэробном типе метаболизма из одной молекулы глюкозы образуется две молекулы АТФ, а также молочная кислота (этим типом обмена характеризуются белые волокна). Быстрый ресинтез АТФ в момент мышечного сокращения обеспечивает креатинфосфокиназа. Этот фермент катализирует перенос фосфата от фосфокреатина на АДФ с образованием креатина и АТФ. Регенерация фосфокреатина происходит при расслаблении мышечного волокна. Запасы кислорода необходимы для синтеза АТФ при длительной непрерывной работе мышцы. Миоглобин, как и НЬ, обратимо связывает кислород.

Окислительные, или красные мышечные волокна небольшого диаметра, окружены массой капилляров, содержат много миоглобина. Их многочисленные митохондрии имеют высокой уровень активности окислительных ферментов (например, СДГ).

Гликолитические, или белые мышечные волокна имеют больший диаметр, в саркоплазме содержится значительное количество гликогена, митохондрии немногочисленны. Для них характерны низкая активность окислительных ферментов и высокая активность гликолитических ферментов. В белых мышечных волокнах молочная кислота выводится в межклеточное пространство, тогда как в красных мышечных волокнах молочная кислота служит субстратом для дальнейшего окисления, в результате которого образуется ещё 36 молекул АТФ. Окислительно-гликолитические, или промежуточные волокна имеют умеренную активность СДГ.

### *Утомляемость*

Плотность капиллярной сети вокруг мышечных волокон, количество митохондрий, а также активность окислительных и гликолитических ферментов коррелируют со степенью утомления волокна. Белые гликолитические волокна имеют высокую скорость сокращения и относятся к быстроутомляемым, среди красных волокон по скорости сокращения и утомляемости выделено два подтипа: быстрые неутомляемые и медленные неутомляемые волокна.

Реально мышечные волокна содержат комбинации различных характеристик. Различают три типа мышечных волокон - быстросокращающиеся красные, быстросокращающиеся белые и медленносокращающиеся промежуточные. В зависимости от преобладания в мышцах конкретного типа мышечных волокон скелетные мышцы относят к «красным» и «белым» либо «быстрым» и «медленным». Таким образом, каждая мышца уникальна по спектру входящих в ее состав типов мышечных волокон. Этот спектр генетически детерминирован (отсюда практика типирования мышечных волокон при отборе спортсменов-бегунов - спринтеров и стайеров). У бегунов-стайеров преобладают медленные волокна, у бегунов-спринтеров, штангистов - быстрые.

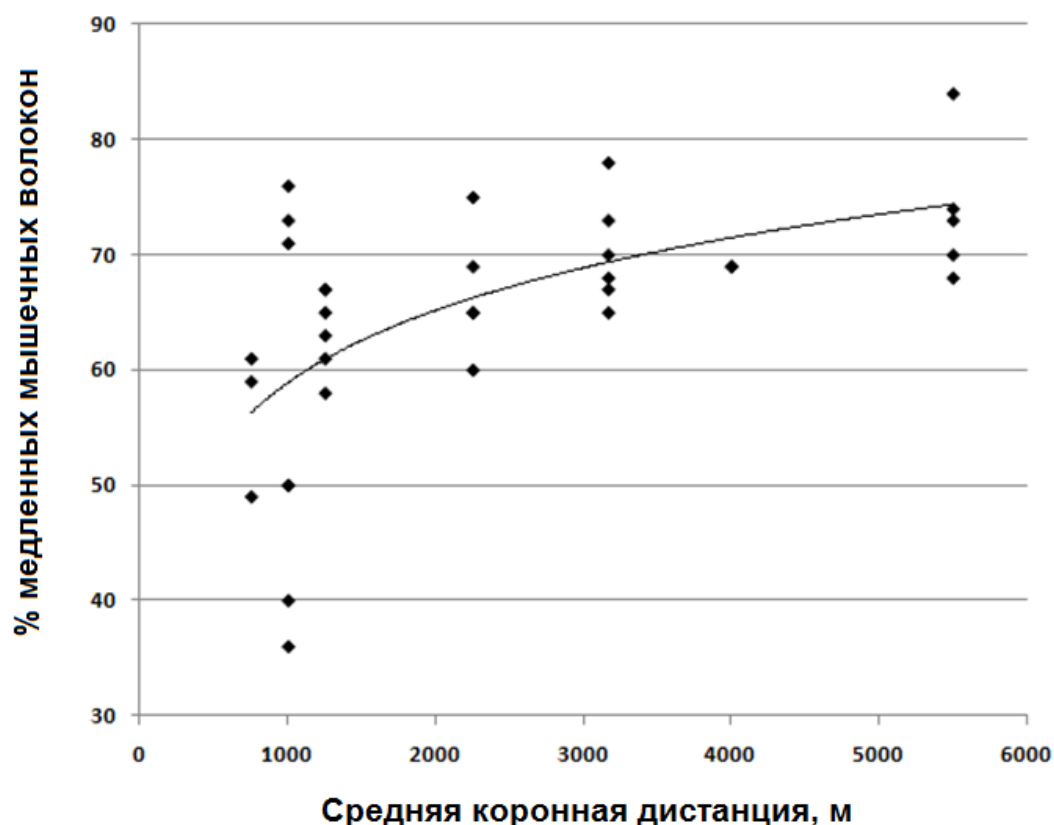
По составу мышечных волокон с большой долей вероятности можно определить предрасположенность к физической деятельности. Результаты биопсии скелетных мышц высококвалифицированных спортсменов свидетельствуют о преобладании МВ у стайеров, а БВ – у спринтеров/силовиков (Saltin and Gollnick, 1983; Andersen et al. 2000). На этом основании состав мышечных волокон можно считать значимым маркером предрасположенности к проявлению локальной (мышечной) работоспособности.

Состав мышечных волокон может быть также одним из значимых предикторов спортивной успешности в рамках одного вида спорта, где



имеются несколько специализаций. Так, установлено преобладание быстрых мышечных волокон у спринтеров, и превалирование медленных мышечных волокон у стайеров, что обуславливает их способность к скорости преодоления дистанции и утомляемости.

В частности в недавней работе была обнаружена положительная корреляция между средней коронной дистанцией и процентным соотношением медленных мышечных волокон среди 34 конькобежцев ( $r = 0.56$ ,  $P = 0.0006$ ) (рис. 2).



**Рис. 2.** Зависимость средней коронной дистанции конькобежцев от процентного соотношений мышечных волокон (Ahmetov et al. 2011)

Иными словами, спортсмены с высоким содержанием быстрых мышечных волокон предпочитали выступать в спринте (500-1000 м), в то время как конькобежцы с преобладанием медленных мышечных волокон специализировались на длинных дистанциях (5000-10000 м). При этом вклад

соотношения мышечных волокон в фенотипическую дисперсию средней предпочитаемой дистанции составил 31,4% (Ahmetov et al. 2011). Эти данные могут быть использованы в отборе и спортивной ориентации конькобежцев.

Ключевым признаком, определяющим тип мышечного волокна, является молекулярная организация миозина. Миозин различных типов мышечных волокон существует в различных молекулярных изоформах и состоит из легких и тяжелых цепей. Тяжелые цепи миозина (ТЦМ) образуют толстые филаменты в саркомерах. ТЦМ мышечных волокон взрослого человека представлены 3 основными изоформами: ТЦМ I типа (содержится в МВ, кодируется геном MYH7), ТЦМ IIa типа (содержится в IIa волокнах, кодируется геном MYH2) и ТЦМ IIx типа (содержится в БВ, кодируется геном MYH1) (Oldfors et al., 2004). На различном сродстве моноклональных антител к ТЦМ разного типа и основан метод иммуногистохимического анализа биоптатов мышечной ткани для определения соотношения быстрых и медленных волокон (Шенкман и др., 2004).

### **Влияние силовых нагрузок на состав мышечных волокон**

Целый ряд важнейших биохимических изменений происходит в мышечном волокне во время сокращений, однако нормальная среда их обычно восстанавливается в течение следующих минут или часов по окончании сокращения благодаря разнообразным ферментным процессам. Вместе с тем, при необычно мощных, длительных или повторяющихся сокращениях происходит сочетание структурных и биохимических адаптаций, обеспечивающих лучшую подготовленность мышцы к выполнению требуемой от нее работы.

Таким образом, если необходимо проявление силы или мощности, мышцы становятся сильнее, если же мышечная активность носит длительный характер, утомляемость мышц снижается. Хотя изменения наиболее

очевидны в мышечных волокнах, они затрагивают и мотонейроны, и в первую очередь - структуру их рекрутирования и передачу импульсов.

Небольшое количество интенсивных сокращений - наиболее эффективный способ увеличения мышечной массы и силы. Программа занятий силовой направленности с постепенным увеличением нагрузок считается наиболее эффективным средством увеличения мышечной массы и силы и широко используется культуристами и спортсменами, занимающимися различными видами спорта. Весьма значительно, что при поднятии веса происходит концентрическое сокращение мышц, а при возвращении веса в исходное положение - эксцентрическое.

Поскольку мышечные волокна подвержены повреждениям в результате эксцентрических сокращений (Friden, Sjostrom и Ekblom, 1983), то вполне возможно, что клеточные механизмы «ремонта» способствуют увеличению мышечной массы; с другой стороны, эксцентрические нагрузки не являются более предпочтительными по сравнению с концентрическими с точки зрения увеличения мышечной силы (Jones и Rutherford, 1987).

Программа занятий силовой направленности с постепенным увеличением нагрузок является настолько эффективной, что даже выполнение 10 повторений в день с использованием нагрузки от 60 до 90 % максимальной приводит к увеличению мышечной силы на 0,5-1,0 % в день в течение нескольких недель (Jones, Rutherford и Parker, 1989). В одном исследовании физически здоровые испытуемые поднимали почти максимальный вес на специальном тренажере. После 12 нед занятий средняя максимальная сила увеличилась почти в 3 раза (Rutherford и Jones, 1986).

Длительные занятия приводят к максимальному увеличению мышц. Хотя программа тренировочных занятий силовой направленности с постепенным увеличением нагрузок может привести к значительному увеличению мышечной массы у целеустремленных спортсменов, в научных исследованиях наблюдали умеренные изменения. В целом ряде

экспериментов, длившихся от 3 до 5 мес, площадь поперечного сечения мышц увеличилась на 9-23 % (Frontera, Meredith, O'Reilly, Knuttgen и Evans, 1988; Ika и Fukunaga, 1970; MacDougall, Ward, Sale и Sutton, 1977).

В то же время Мак-Дуголл, Сейл, Элвс и Саттон (1984) обнаружили, что у культуристов площадь поперечного сечения двуглавой мышцы плеча в среднем на 76 % больше, чем у нетренированных контрольных испытуемых. Подобное различие, вероятно, обусловлено длительным периодом занятий первых. В то же время следует учитывать возможность использования культуристами анаболических стероидов. Максимальная гипертрофия наблюдается в быстросокращающихся (тип II) мышечных волокнах. Взятие образцов мышц (биопсия) до и после тренировочных занятий и последующее гистохимическое окрашивание срезов позволяет определить степень гипертрофии различных типов волокон.

В табл. 2 приведены результаты четырех таких исследований (McComas, 1994). В трех из них наблюдали более значительное увеличение площади поперечного сечения волокон типа II, обусловленное, в свою очередь, увеличением количества и размеров миофибрилл; неизвестно, синтезированы ли некоторые из них *de novo*, или же все они образовались в результате расщепления уплотнившихся миофибрилл (Goldspink, 1965). Появление новых миофибрилл сопровождается также увеличением числа митохондрий и количества Т-трубчатых и сарко-плазматических ретикулярных мембран.

Во время занятий силовой направленности может произойти трансформация волокон типа IIВ в волокна типа IIА. Имеются доказательства значительного снижения количества медленносокращающихся (тип I) волокон у спринтеров, в отличие от метателей, тяжелоатлетов и прыгунов в высоту (Saltin, Henriksson, Nigaard и Anderson, 1977). В этом исследовании не было выявлено, является ли снижение

количества волокон типа I у спринтеров результатом тренировок или оно обусловлено генетически.

**Таблица 2.** Влияние тренировочных занятий силовой направленности на площадь поперечного сечения мышечных волокон, относящихся к основным гистохимическим типам

Авторы	Количество испытуемых, М и Ж	Мышца	Продолжительность занятия, нед	Изменения средней площади волокна. %		
				I	IIA	IIB
Хетер и соавт. (1991)	8 М	Латеральная обширная мышца бедра	19	+14	+32	
Хустон и соавт. (1983)	6М		10	+3	+21	+18
Мак-Дуголл и соавт. (1980)	7 М	Трехглавая мышца плеча	22-26	+15	+17	
Стерон и соавт. (1990)	24 Ж	Латеральная обширная мышца бедра	20	+15	+45	+ 57

Впоследствии, при выполнении спринтерских нагрузок на велоэргометре, было установлено, что тренировочные занятия могут вызвать снижение количества волокон типа I (Iansson, Esbjurnsson, Holm и Jacobs, 1990), хотя и не в такой степени, как отмечалось в предыдущем исследовании. В то же время, простая дифференциация волокон на волокна типа I или II может скрыть некоторые изменения в структуре изоформ миозина тяжелой цепочки.

Например, несмотря на то, что соотношение волокон типа I и II у культуристов соответствует норме, у них могут полностью отсутствовать волокна с изоформой миозина тяжелой цепочки IIB и изобилуют волокна с изоформой IIA (Klitgaard, Zhou и Richter, 1990). Старой, Малицки и их коллеги (1990), изучая группу, в которую входили 24 женщины,

занимавшиеся по программе силовой направленности в течение 20 недель, обнаружили, что количество волокон типа ПА может увеличиваться за счет волокон типа ПВ.

Гиперплазия волокон может возникать у птиц, но маловероятна у человека. Не так давно велись споры по поводу того, обусловлено ли увеличение мышц исключительно гипертрофией волокон, или же имеет место сопутствующее увеличение их количества (гиперплазия). Последнее возможно либо при расщеплении мышечных волокон, либо вследствие пролиферации клеток-сателлитов после повреждения мышечного волокна. При гипертрофии волокон они могут расщепляться на два или более дочерних волокна.

Во время этого процесса миоадро вначале движется в центр волокна и там руководит «закладкой» мембран (Hall-Craggs, 1970). Маловероятно, что дочерние волокна полностью отделяются: на сериальных срезах видно, что расщепления не затрагивают всю длину родительского волокна (Isaacs, Bradley и Henderson, 1973). Аргументом не в пользу гиперплазии является и то, что площади поперечного сечения мышечных волокон, определяемые по биопсическим пробам, взятым до и после тренировочных занятий, увеличиваются пропорционально площади поперечного сечения всей мышцы (McDougall и др., 1984).

Хотя Мак-Дуголл с коллегами обнаружили значительные колебания в количестве волокон (172,000-419,000) в двуглавых мышцах у своих испытуемых, различие было таким же заметным между контрольными испытуемыми и культуристами, а среднее количество волокон в обеих группах существенно не отличалось.

Таким образом, количество волокон в мышце является, очевидно, генетически обусловленным и не увеличивается в результате тренировочных занятий. У птиц, в отличие от людей, хроническая опорная нагрузка приводит к заметной гиперплазии волокон. Возможно, различие связано с

тем, что некоторые мышцы птиц преимущественно состоят из медленных тонических волокон. Это волокна, которые производят электрические и механические реакции в ответ на нервное стимулирование и над которыми окончания двигательных нервов экстенсивно распределяются, а не группируются вместе в единую концевую пластинку (Ginsborg, 1960). Они являются характерной особенностью мышц птиц и земноводных, у млекопитающих же находятся только во внешней глазной мышце, в мышцах внутреннего уха (Hess, 1970) и нервно-мышечных веретенах.

Некоторое увеличение мышечной силы обусловлено невральными механизмами. На ранних этапах увеличение мышечной силы не только превышает изменение обхвата мышц, но и в значительной мере ограничено тренировочным заданием (Енока, 1988; Sale, 1988). Следовательно, когда тренированные испытуемые, имеющие результаты, выполняли максимальные изометрические сокращения четырехглавыми мышцами, средний уровень их силы увеличивался всего на 15 %.

Примечательно, что производительность этих же мышц при измерении на велоэргометре не изменялась. Эти расхождения иллюстрируют так называемый принцип специфичности тренировочной реакции. Возможные причины данной специфичности довольно подробно рассматривали Джонс с коллегами (1989); они включают различия в оптимальной длине мышцы во время тренировочных занятий и в процессе выполнения других заданий, а также в относительном вкладе мышц-синергистов.

Главным фактором, однако, является невральная адаптация, которая может выражаться по-разному, например, более высокой исходной частотой разрядки мотонейронов и более стабильной импульсной активностью ДЕ, имеющих высокий порог возбудимости (Grimby, Hannerz и Hedman, 1981). Кроме того, мышцы-антагонисты, которые могут первоначально коактивироваться во время выполнения задания, становятся менее

реактивными по мере продолжения тренировочной деятельности (Carolan и Cafarelli, 1992), вероятно, вследствие ингибирования  $\alpha$ -мотонейронами.

### **Влияние аэробных нагрузок на состав мышечных волокон**

Частое повторение двигательных упражнений умеренной мощности повышает выносливость мышц. Причем положительное влияние тренировочных занятий отмечается не только у молодых и физически здоровых людей; значительное увеличение уровня выносливости наблюдают и у пожилых (Vandervoort, Hayes и Belanger, 1968), а также у лиц, перенесших инфаркт миокарда (Todd, Wosorny, Stewart и Wild, 1992). Рис. 20.5 иллюстрирует результаты одного из физиологических исследований мышц человека до и после выполнения программы тренировочных занятий, направленной на повышение выносливости.

Тренировочные занятия, направленные на повышение выносливости, способствуют повышению резистентности мышц к утомлению и увеличению их плотности. Хено и Дюшато (1989) предложили своим испытуемым выполнять 200 субмаксимальных приведений большого пальца ежедневно на протяжении 3 мес. Тетаническое стимулирование приводящей мышцы большого пальца, осуществленное в конце этого периода, показало значительно большее сохранение силовых способностей, чем до занятий.

В более проксимальных мышцах конечностей тренировочные воздействия наблюдаются не только в мышцах, которые являются наиболее активными во время продолжительной нагрузки, но и в мышцах, имеющих небольшую чистую массу, например у бегунов на длинные дистанции. Меньший обхват объясняется снижением площади поперечного сечения миофибрилл и самих волокон. Можно считать, что такая адаптационная реакция способствует лучшей диффузии метаболитов и питательных веществ между сократительными филаментами и цитоплазмой и между цитоплазмой и интерстициальной жидкостью.



Пониженная утомляемость частично обусловлена увеличением количества митохондрий и капилляров. Ингйер (1979) тренировал 7 молодых женщин в беге по пересеченной местности в течение 24 нед. Он установил, что количество капилляров вокруг волокон всех гистохимических типов значительно увеличилось, в то время как в волокнах типа I в основном возросло количество митохондрий. Во время физической нагрузки большее количество митохондрий обеспечивает лучшее снабжение волокон АТФ на основании аэробного метаболизма.

Точно так же, более экстенсивное капиллярное русло должно улучшать доставку кислорода и энергоресурсов (глюкозы, свободных жирных кислот) в волокна, эффективно выводя продукты мышечной активности, особенно H, K и лактат. Однако оказалось, что больший размер капиллярного русла ассоциируется с соответственно более интенсивным мышечным кровотоком только во время изнурительной нагрузки (Hudlicka, 1990).

Тренировочные занятия, направленные на увеличение выносливости, ассоциируются с увеличением процента волокон типа I и IA и волокон промежуточного типа. В четырех исследованиях у спортсменов, занимающихся аэробными видами спорта, количество мышечных волокон типа I было повышенным, а количество волокон типа IIВ - пониженным по сравнению с контрольными испытуемыми (табл. 3).

Такие результаты оставляют открытым вопрос, вызваны ли различия в составе волокон превращением их из одного типа в другой или же обусловлены генетически. С этой целью было проведено несколько исследований, в которых ранее нетренированные испытуемые вовлекались в продолжительные занятия двигательной активностью - бегом по пересеченной местности, ходьбой на лыжах, ездой на велосипеде.

**Таблица 3.** Изменения состава волокон (%) в латеральных широких мышцах бедра у спортсменов, занимающихся видами спорта, требующими проявления выносливости

Тип тренировок	Число испытуемых	Тип волокон, % изменений						Авторы
		I	(P<)	IIА	(P<)	IIВ	(P<)	
Контрольные	69	54	0,01	32	с.н.	13	0,01	Iansson & Kaijser, 1977
Спортивное ориентирование	8	68		24		3,3		
Контрольные	6	51	0,05	41	0,05	7,1	0,05	Howald, 1982
Бег на длинные дистанции	9	78		19		2,5		
Контрольные	4	38	с.н.	31	с.н.	26	0,01	Friden et al. 1984
Бег по пересеченной местности	6	52		35		12		
Малоподвижные контрольные	4	51	0,001	33	0,001	13	0,001	Baumann и др., 1987
Профессиональные велосипедисты	13	80		17		0,6		

Данные показывают, что в отличие от довольно разнообразных и в принципе невпечатляющих результатов занятий силовой направленности (которые мы рассматривали выше), изменения после тренировочных занятий, направленных на увеличение выносливости, очевидны и достаточно одинаковы.

Подобно электростимуляции у животных, такие занятия приводят к тому, что некоторые из волокон типа II приобретают физиологические, биохимические и структурные свойства волокон типа I, другие же быстросокращающиеся волокна изменяют активность своей АТФ-азы миозина и трансформируются из волокон типа IIВ в волокна типа IIА.

Используя окраску антител и гелевый электрофорез, удалось более подробно изучить превращения изоформ миозина тяжелой цепочки, обуславливающие изменение гистохимической окраски. Например, Шанц и Дхут (1987) изучали трехглавые мышцы плеча у 6 испытуемых, которые прошли на лыжах, тащив за собой сани, 800 км в гористой местности в течение 36 дней.

В конце этого периода ученые обнаружили, что значительная часть волокон содержала как быстрые, так и медленные изоформы миозина тяжелой цепочки, и следовательно, их можно было рассматривать как волокна промежуточного типа. Наряду с этими изменениями появились медленные изоформы тропонина I, T и C. Похожие результаты получили Клитгаард, Жу и др. (1990), а также Бауманн, Ягги, Соленд, Ховальд и Щауб (1987). В последнем исследовании, в котором испытуемые тренировались на велоэргометре, также наблюдали трансформацию миозина тяжелой цепочки из быстрой формы в медленную.

Проведенные исследования показали, что трансформация волокон в результате тренировочных занятий, направленных на увеличение выносливости, происходит в такой последовательности: IIВ -> IIА -> IIС -> I. Перемещение веса в раннем детском возрасте может способствовать трансформации волокон типа II в волокна типа I. Косвенный метод изучения состава типа волокон в мышце заключается в определении продолжительности сокращения, так как волокна типа I сокращаются медленнее, чем волокна типа II.

Недостатком этого метода является то, что продолжительность сокращения в равной степени зависит от кинетики внутриклеточного  $Ca^{2+}$  и от степени реакции АТФ-азы миозина у поперечных мостиков. В одном исследовании, в котором приводящую мышцу больших пальцев супрамаксимально стимулировали по 3 ч в день в течение 6 нед, время

полурасслабления сокращенной мышцы не изменилось (Rutherford, Jones, 1988). У детей в возрасте 6-12 мес может наблюдаться явная пролонгация сокращения мышц-сгибателей подошвы.

Это происходит в тот период, когда ребенок начинает стоять и поддерживать свой вес при помощи антигравитационных мышц, включая сгибатели подошвы. В то же время сгибатели стоп, не являющиеся по своему действию антигравитационными мышцами, не изменяют продолжительность сокращения (Elder и Kakulas, 1994).

### **3. Методы анализа гистоморфометрических особенностей скелетных мышц**

#### **Методы макро- и микробиопсии скелетных мышц**

Для определения состава мышечных волокон, предварительно из *m. vastus lateralis* (под местной анестезией 1% раствором лидокаина с небольшим разрезом кожи) методом игольчатой биопсии по Бергстрему берут пробы мышечной ткани (100 мг) и замораживают в жидком азоте. Серийные поперечные срезы толщиной 10  $\mu\text{m}$  готовят в криостате при  $-20^{\circ}\text{C}$  и монтируют на предметные стекла.

При проведении микробиопсии предварительный разрез кожи не требуется, и проводится забор 20-40 мг мышечной ткани, которую затем используют для гистохимических и транскрипционных исследований.

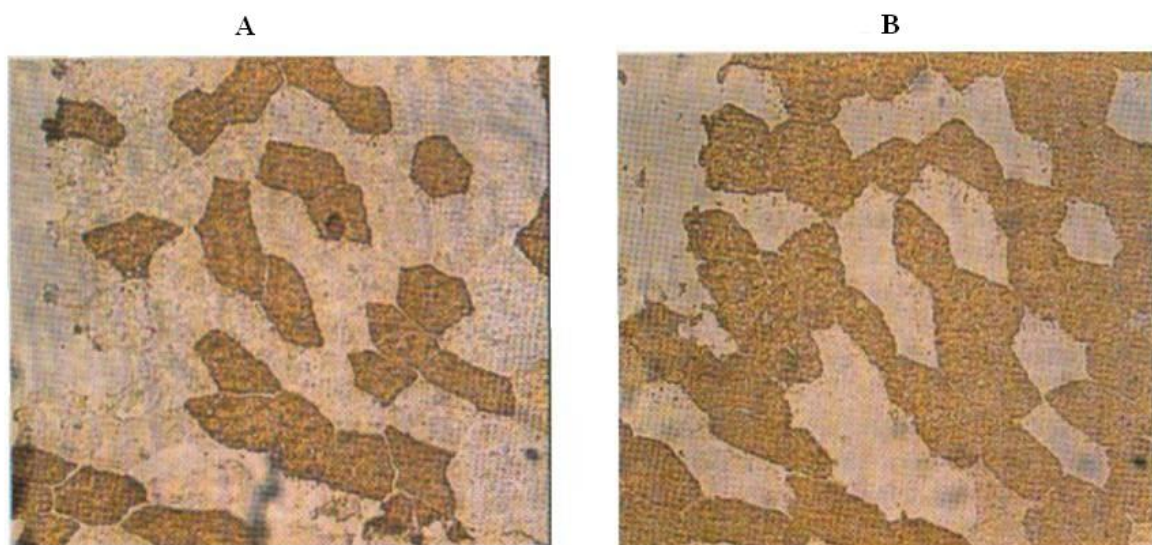
#### **Методы оценки гистоморфометрических показателей скелетных мышц (состав и площадь поперечного сечения мышечных волокон)**

Для иммуногистохимического выявления изоформ ТЦМ используют иммунопероксидазную технику. Применяли антитела против медленных (MHCs) и быстрых (MHCf) цепей миозина (клоны NCL-MHCs и NCL-MHCf (a+v) (Novocastra Laboratories)).

Срезы, которые инкубируют без первичных антител, использовали как контроль для выявления неспецифической окраски. Для усиления метки антиген-антитело был используют Vectrastain ABC kit (Vector Labs, CA), который визуализировался диаминобензидин пероксидазной реакцией (рис. 3).

Распределение волокон выражают как соотношение между числом волокон каждого типа на срезе к общему количеству волокон. Измеряют все

волокна (200-300 волокон) на каждом срезе. Площадь поперечного сечения (ППС) измеряют не менее чем у 100 волокон каждого типа с помощью системы анализа изображений QUANTIMET-500 (Leica) с цветной цифровой видеокамерой JVC ТК-1280Е. Все сравниваемые срезы готовят и окрашивают одновременно реагентами фирмы Sigma (USA) (Шенкман Б.С. и др., 2004).



**Рис 3.** Выявление на поперечных срезах *m. vastus lateralis* человека волокон, содержащих тяжелые цепи миозина быстрого (А) и медленного (В) типов с использованием моноклональных антител (Шенкман Б.С. и др. 2004).

## Заключение

Научно обоснованные методы отбора детей в детско-юношеские спортивные школы, а также прогнозирование их будущих результатов становится важным этапом и неотъемлемой частью современной системы подготовки спортсменов от новичков до мастеров международного класса. . В настоящее время в спорте наиболее разработаны морфологические, физиологические, молекулярно-генетические, психологические, биохимические и педагогические методы спортивного отбора и ориентации. Среди перечисленных методов одними из наиболее значимых принято считать гистоморфометрические методы, которые позволяют изучать микроскопическую структуру и функции скелетных мышц. Результаты биопсии скелетных мышц высококвалифицированных спортсменов свидетельствуют о преобладании медленных мышечных волокон у стайеров, а быстрых мышечных волокон – у спринтеров и спортсменов, занимающихся силовыми видами спорта. Состав мышечных волокон может быть также одним из значимых предикторов спортивной успешности в рамках одного вида спорта, где имеются несколько специализаций. Так, процентное соотношение мышечных волокон четко коррелирует с коронными дистанциями у конькобежцев (вклад 35%).

К другим, определяемым с помощью биопсии скелетных мышц, гистоморфометрическим признакам следует отнести: площадь поперечного сечения отдельных волокон, общая площадь быстрых и медленных мышечных волокон, а также уровень биохимических показателей и матричной РНК ряда генов в отдельных мышечных волокнах. Эти показатели могут быть применены в оценке адаптации мышечной системы к физическим нагрузкам разной направленности. Таким образом, применение данных гистоморфометрии скелетных мышц может значительно повысить эффективность отбора и подготовки спортсменов.